Traducido del inglés al español - www.onlinedoctranslator.com

Evolución impredecible en un Estudio de 30 años de Darwin Pinzones

Peter R. Grant y B. Rosemary Grant

La evolución puede predecirse a corto plazo a partir del conocimiento de la selección y la herencia. Sin embargo, a largo plazo la evolución es impredecible porque los entornos, que determinan las direcciones y magnitudes de los coeficientes de selección, fluctúan de manera impredecible. Estas dos características de la evolución, lo predecible y lo impredecible, se demuestran en un estudio de dos poblaciones de pinzones de Darwin en la isla de Daphne Major, en las Galápagos. De 1972 a 2001, *Geospiza fortis* (pinzón terrestre mediano) y *Geospiza escandens* (El pinzón de cactus cambió varias veces de tamaño corporal y dos rasgos del pico. La selección natural se produjo con frecuencia en ambas especies y varió de unidireccional a oscilante, episódica a gradual. La hibridación se produjo repetidamente, aunque raramente, lo que dio como resultado variaciones fenotípicas elevadas en *G. escandens* y un cambio en la forma del pico. Los estados fenotípicos de ambas especies al final del estudio de 30 años no se podrían haber predicho al principio. Se necesitan estudios continuos y a largo plazo para detectar e interpretar eventos raros pero importantes y cambios evolutivos no uniformes.

El valor de los estudios a largo plazo en ecología ha sido ampliamente reconocido entre los científicos y los medios de comunicación (*1*–*3*). Menos apreciado es el valor similar que se puede obtener de los estudios a largo plazo de la evolución en la naturaleza. Un estudio clásico, que abarcó 49 años, fue realizado por HD Ford y EB Ford (*4*) sobre la variación fenotípica en una mariposa europea, *Melitaea aurinia* (El descubrimiento más importante se realizó después de unos 40 años de seguimiento que comenzaron con la recolección de especímenes por parte de naturalistas aficionados en 1881. A principios de la década de 1920 se produjo un brote de variación fenotípica y presuntamente genética en asociación con un rápido aumento en el número de mariposas desde una densidad extremadamente baja causada por parasitoides. La variación luego disminuyó a un nivel más bajo y estable, con fenotipos a fines de la década de 1920 que eran reconociblemente diferentes de los de la misma población al comienzo del estudio. La reorganización genética inferida ayudó a enmarcar las ideas sobre la evolución en la época contemporánea e inspiró otros estudios a largo plazo de las mariposas (*5*) y polillas (*6*), y contribuyó al desarrollo de al menos un modelo de especiación (*7*).

Los estudios a largo plazo de la evolución que implican un muestreo anual o más frecuente tienen muchos beneficios potenciales. Entre ellos, la documentación y la comprensión de cambios evolutivos direccionales lentos y crípticos, tal vez asociados con el calentamiento global gradual, reversiones en la dirección de la evolución, eventos raros con fuertes efectos como la cuellos de botella causados por caídas de población, fenómenos que se repiten a intervalos largos y procesos con alta variabilidad interanual, como el flujo genético errático e intermitente. Estos beneficios están comenzando a hacerse realidad (*8*–*15*), pero pocos estudios han persistido lo suficiente como para que podamos generalizar sobre el patrón temporal y la previsibilidad de los procesos evolutivos básicos en poblaciones naturales sin restricciones.

En este artículo, informamos sobre los resultados de un estudio de 30 años sobre la evolución de los rasgos de tamaño y forma en dos poblaciones de pinzones de Darwin, basado en muestreos y mediciones anuales. Las características distintivas del estudio son su duración, continuidad, entorno ambiental completamente natural, la disponibilidad de información de pedigrí para construir e interpretar el cambio evolutivo y el contexto macroevolutivo de una radiación adaptativa. El estudio revela la ocurrencia, frecuencia y consecuencias irregulares de dos procesos evolutivos que se infieren con más frecuencia que se estudian directamente: la selección natural y la hibridación introgresiva.

Selección natural y evolución. Poblaciones de *Geospiza fortis* (pinzón terrestre mediano) y *G. escandens* (Los pinzones de cactus se han estudiado en la isla de Daphne Major, en las Galápagos, todos los años desde 1973; los adultos de ese año nacieron (eclosionaron) a más tardar en 1972. La supervivencia de individuos marcados y medidos se ha registrado todos los años, y la reproducción de la mayoría de los individuos se ha registrado en la mayoría de los años (*16*). Seis rasgos medidos en adultos cuyo crecimiento ha cesado se han reducido mediante análisis de componentes principales a tres rasgos sintéticos interpretables: tamaño corporal, tamaño del pico y forma del pico (*17*–*20*). La expectativa nula es que, sujeta al error de muestreo, las medias de estos rasgos se han mantenido constantes a lo largo del período de estudio.

Esta expectativa de que no haya cambios no está claramente respaldada por los datos (Fig. 1). La falta de independencia de las muestras en años sucesivos impide la prueba de significación año por año de las muestras totales. Sin embargo, las comparaciones entre años muestran estimaciones de confianza del 95% no superpuestas de las medias en diferentes momentos. El tamaño corporal medio y la forma del pico fueron marcadamente diferentes al final del período (2001) que al principio (1973) en ambas especies (*21*). Entre estos dos tiempos se mide el tamaño medio del cuerpo y del pico. *G. fuerte* Inicialmente disminuyó, luego aumentó bruscamente y volvió a disminuir más lentamente (Fig. 1, A y B). La forma del pico se volvió abruptamente más puntiaguda a mediados de la década de 1980 y se mantuvo así durante los siguientes 15 años (Fig. 1C). *G. escandens*, una especie más grande, mostró tendencias más graduales y uniformes hacia un tamaño más pequeño y picos más romos (Fig. 1, D a F), convergiendo así hacia

G. fuerte en morfología.

Aparte de los efectos del muestreo aleatorio, los cambios anuales en las medias morfológicas son causados por pérdidas selectivas, como resultado de la mortalidad y la emigración, y ganancias selectivas, como resultado de la reproducción y la inmigración (*22*). Trabajos previos han demostrado la selección natural direccional en rasgos del tamaño del pico y del cuerpo asociados con la supervivencia, en *G. fuerte* en tres ocasiones y en *G. escandens* Una vez, cuando la escasez de lluvia provocó un cambio en la composición del suministro de semillas que forma su dieta durante la estación seca (*23*–*25*). Respuestas evolutivas de *G. fuerte* Los dos episodios de selección más fuertes ocurrieron en las generaciones siguientes (*26*), como se esperaba de las altas heredabilidades de los caracteres morfológicos [*yo*: 50,5 a 0,9 después de las correcciones por paternidad erróneamente identificada que surge de cópulas extraparejas (*18*, *27*)].

La figura 2 proporciona la perspectiva a largo plazo de la selección natural repetida en ambas especies (*28*). La figura tiene cuatro características principales. En primer lugar, los rasgos del tamaño del cuerpo y del pico estuvieron sujetos a selección con más frecuencia que la forma del pico.aa 0,01, para tener en cuenta la falta de independencia completa de los rasgos (*29*), encontramos que el tamaño corporal estuvo sujeto a selección aproximadamente una vez cada 3 años en ambas especies (*30*), es decir, una vez cada generación de 4,5 años (*G. fuerte*) o 5,5 años (*G. escandens*) (*31*) en promedio. En segundo lugar, considerando solo los diferenciales de selección estadísticamente significativos, las especies diferían en las direcciones de la selección neta en los caracteres de tamaño. *G. fuerte* selección experimentada en ambas direcciones con igual frecuencia (Fig. 2, A a C), mientras que *G. escandens* En tercer lugar, la selección unidireccional se produjo en años sucesivos, hasta un máximo de 3 años en los que se favoreció repetidamente el tamaño corporal grande y en ningún caso el tamaño del pico pequeño (Fig. 2, D y E).

Departamento de Ecología y Biología Evolutiva, Universidad de Princeton, Washington Road, Princeton, NJ 08544 –1003 , EE. UU. Correo electrónico: prgrantprinceton.edu

ambas especies (Fig. 2, A, D y E).En cuarto lugar, los eventos de selección en las dos especies por lo general no fueron sincrónicos, excepto a fines de la década de 1970, cuando el gran tamaño fue favorecido selectivamente en ambas especies durante una sequía (*23*). La demostración aquí de que la selección natural ocurre repetidamente en las mismas poblaciones durante un largo período de tiempo complementa la detección generalizada de la selección natural en muchas especies diferentes de plantas y animales durante períodos mucho más cortos (*32*,*33*,*34*). Como en estos amplios estudios y en tres estudios de aves que duraron entre 11 y 18 años (*15*,*35*,*36*), la magnitud de la selección en las poblaciones de pinzones fue generalmente menor a 0,15 DE y rara vez mayor a 0,50 DE (*33*,*34*). Los valores medianos (0,03 a 0,06) están dentro del rango normal (0,00 a 0,30) de otros estudios (*34*).

La evolución se produjo como consecuencia de la selección en ambas especies porque todos los rasgos son altamente hereditarios (*18*,*20*,*27*). Comparamos la media de un rasgo antes de la selección con la media del mismo rasgo en la siguiente generación mediante un análisis de una cola*a*pruebas (*PAG*,0,05) (*26*). Se produjeron acontecimientos evolutivos importantes en*G. fuerte*ocho veces (tamaño del cuerpo, cuatro; tamaño del pico, tres; forma del pico, una) y en*G. escandens* siete veces (tamaño corporal, dos; tamaño del pico, cinco). La evolución por debajo del nivel de detectabilidad estadística puede haber seguido otros casos de selección direccional, puede haber estado enmascarada por la variación anual en los efectos ambientales sobre el crecimiento hasta el tamaño final (*37*), o pueden haber sido anulados por una selección compensatoria de rasgos correlacionados no incluidos en los análisis (*32*). Las magnitudes de evolución de los dos rasgos independientes del pico (tamaño y forma) se correlacionan con los valores predichos a partir de los productos de los diferenciales de selección y las heredabilidades (Fig. 3). Se obtuvieron resultados similares en los análisis de los efectos directos de la selección sobre los seis rasgos medidos de*G. fuerte*A las dos épocas de intensa selección, teniendo en cuenta las correlaciones genéticas entre ellas (*26*). Por lo tanto, la evolución, como respuesta inmediata a la selección, era predecible.

Introgresivo hibridación. Anual Los cambios en la morfología (Fig. 1) se explican en gran medida, pero no en su totalidad, por pérdidas selectivas. La mayor discrepancia se da en la década de 1990, cuando la única aparición de selección natural en la forma del pico en*G. escandens*al principio (en*PAG*,0,05; Fig. 2F) no tiene en cuenta el cambio continuo en la forma media del pico a lo largo de la década (Fig. 1F). Por lo tanto, a continuación consideramos las ganancias selectivas como resultado del reclutamiento no aleatorio a la población adulta.

Hay cuatro posibles contribuyentes a las adiciones no aleatorias: residentes e inmigrantes conespecíficos y heteroespecíficos. No se conocen inmigrantes reproductores en*G. escandens* y son extremadamente raros en*G. fuerte*(*16*). La crianza conespecífica sesgada tiene efectos menores en las trayectorias morfológicas. Análisis previos indican cierta evidencia de selección sexual en los rasgos morfológicos (*38*), pero hay poca influencia de la variación morfológica en la aptitud para la vida medida por la producción de crías que sobreviven para reproducirse (*39*). Sin embargo, la hibridación ocurre raramente entre residentes.*G. fuerte*y*G. escandens*, y*G. fuerte* También se reproduce con una especie inmigrante rara,*G. fuliginosa*(pinzón terrestre pequeño) (*40*). En ambos casos, generalmente hay poca o ninguna pérdida de aptitud (*41*,*42*). Después del período seco de finales de los años 1970, y a partir de la estación húmeda extraordinariamente prolongada de 1983 (año de El Niño), la reproducción exitosa de F_1Se documentaron híbridos y retrocruces (*40*–*43*). Los efectos de la introgresión sobre las medias y varianzas morfológicas no se han probado antes, pero son de esperar en vista de la gran variación genética aditiva subyacente a los rasgos de tamaño y forma de ambos*G. fuerte*y*G. escandens* (*18*, *20*,*27*).

Una predicción específica de la hipótesis de introgresión es un aumento de la varianza y la asimetría en las distribuciones morfológicas, a partir de 1983 en*G. fuerte*y 1987 en*G. escandens*(*42*Se espera que los aumentos sean mayores en*G. escandens*que en*G. fuerte*, a pesar del intercambio genético bidireccional, porque F_1 Los híbridos y los retrocruces de primera generación hicieron una contribución numérica proporcionalmente mayor a la*G. escandens*muestras (Fig. 4, A y B) (*43*). Los aumentos previstos en la variación y asimetría de la forma del pico se observan en*G. escandens*(Fig. 5, E y F) y son apenas perceptibles en*G. fuerte*(Fig. 5, B y C). Variación de la forma del pico en*G. escandens* se duplicó desde 0,430 en 1973 (intervalos de confianza del 95%: 0,311, 0,636; *norte*562) a 1,026 (0,674, 1,762;*norte*535) en 2001, mientras que la variación en*G. fuerte*La forma del pico permaneció estacionaria: 0,627 (0,493, 0,824; *norte*5173) en 1973, y 0,887 (0,744, 1,316;*norte*5114) en

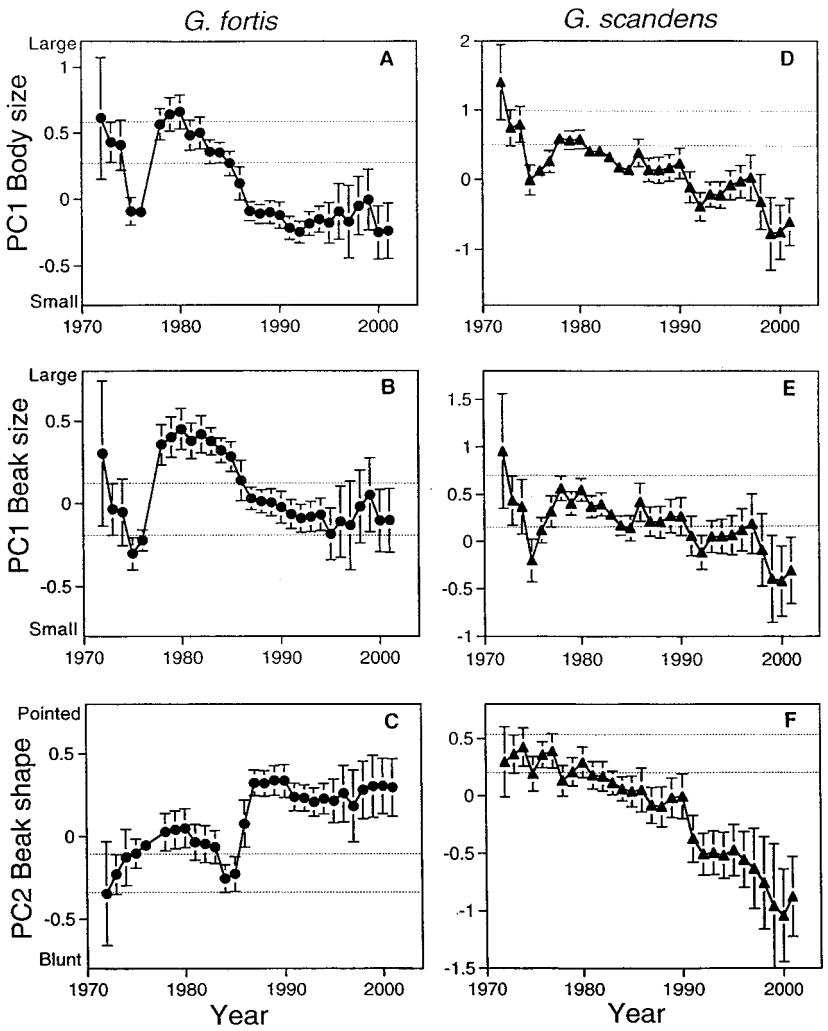

Figura 1. Trayectorias morfológicas de los adultos*Geospiza fortis*(**A**a**do**) y*G. escandens*(**D**a**F**). En ausencia de cambios, los valores medios de los rasgos deberían haber permanecido dentro de los intervalos de confianza del 95% (líneas discontinuas horizontales) de las estimaciones de las muestras de 1973 (tamaño corporal:*G. fuerte*,*norte*5115,*G. escandens*,*norte*537; rasgos del pico:*G. fuerte*,*norte*5173,*G. escandens*,*norte*562) Los tamaños de muestra variaron de 45 (1997) a 976 (1991) para*G. fuerte*y de 30 (1999) a 336 (1983) para*G. escandens*La muestra de 1972 está compuesta por los adultos (51 año de edad) en 1973.

2001. Las variaciones del tamaño del pico y del tamaño del cuerpo (no se muestran) no están tan bien estimadas y no muestran una variación significativa a lo largo del período de estudio (los intervalos de confianza del 95% se superponen ampliamente). Las asimetrías en las distribuciones del tamaño del pico y del tamaño del cuerpo varían en paralelo con la asimetría de la forma del pico: negativamente en *G. escandens*, proyectando hacia *G. fuerte*; y positivamente en *G. fuerte*, proyectando hacia *G. escandens*.

Una segunda predicción es que la varianza y la asimetría disminuirán si F_1 Los híbridos y los retrocruces de primera generación se eliminan de las muestras totales. Las eliminaciones de estas dos clases de aves efectivamente eliminan los aumentos en la asimetría y la varianza en *G. escandens* forma del pico y reducir el grado en que cambió la media (Fig. 5, D a F), porque en promedio F_1 Los híbridos y los retrocruces de primera generación tienen un tamaño corporal y de pico más pequeños y tienen picos menos puntiagudos que los parentales. *G. escandens* especies (*44*). Concluimos que la hibridación introgresiva provocó un cambio en las medias y otros momentos de las distribuciones de frecuencia de *G. escandens* mediciones. La selección también puede haber contribuido, pero en una medida menor (Fig. 2F). Las deleciones no tuvieron un efecto obvio en las distribuciones de *G. fuerte* rasgos (Fig. 5, A a C) (*44*,*45*).

El flujo genético proporcionalmente mayor desde *G. fuerte* a *G. escandens* que viceversa tiene una explicación ecológica. La proporción de sexos en adultos *G. escandens* Después de 1983, la población de hembras se volvió más masculina (Fig. 4C) como resultado de la alta mortalidad de las hembras socialmente subordinadas. La alta mortalidad fue causada por la disminución de su principal alimento en la estación seca, *Opuntia* semillas y flores de cactus; enredaderas que crecían desenfrenadamente sofocaban los arbustos (*16*). *G. fuerte*, más dependientes de las semillas pequeñas de varias otras especies de plantas, mantuvieron una proporción sexual cercana a 1:1 (Fig. 4C). Por lo tanto, cuando la reproducción se reanudó en 1987 después de dos años de sequía, la competencia entre hembras por aparearse fue mayor en *G. fuerte* que en *G. escandens*. Los 23 *G. escandens* hembras emparejadas con *G. escandens* Hombres, pero dos de 115 *G. fuerte* Las hembras se aparearon interespecíficamente. Todas sus F_1 crías posteriormente criadas con *G. escandens* (*43*) porque la elección de pareja está determinada en gran medida por un proceso similar a la impronta sexual en el canto paterno (*42*).

Conclusión. El estudio a largo plazo de las poblaciones de pinzones de Darwin ilustra la imprevisibilidad evolutiva en una escala de décadas. El tamaño corporal medio y la forma del pico de ambas especies al final del estudio no se podrían haber predicho al principio. Además, el muestreo solo al principio y al final habría pasado por alto los cambios en el tamaño del pico en *G. fuerte* en el medio. El patrón temporal de cambio muestra que las inversiones en la dirección de la selección no necesariamente devuelven a una población a su estado fenotípico anterior. La evolución de una población depende del cambio ambiental, que puede ser altamente

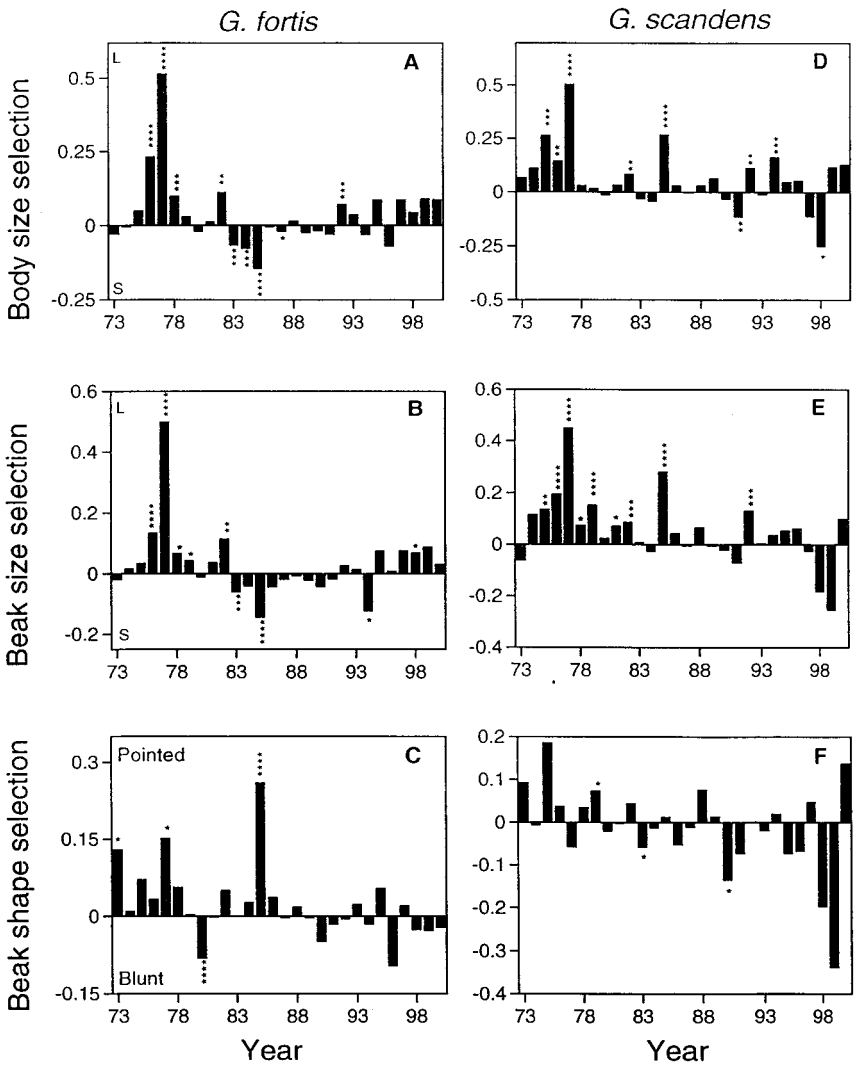

Figura 2. (**A** a **F**) Diferenciales de selección estandarizados, calculados para cada muestra sobreviviente del año *incógnita* Al año *incógnita* 11 Los valores positivos indican selección por tamaño grande o picos puntiagudos; L, grande; S, pequeño. Los niveles de significancia se muestran sin corrección por pruebas múltiples o falta de independencia (*29*). Se combinaron machos y hembras con adultos de sexo desconocido porque los análisis de selección separados de machos y hembras dan resultados similares (*23*). Los diferenciales están autocorrelacionados temporalmente en diversos grados; los coeficientes de autocorrelación son 0,416, 0,302 y 0,093 para *G. fuerte* tamaño del cuerpo, tamaño del pico y forma del pico, respectivamente, y 0,171, 0,373 y 0,103 para los mismos rasgos en *G. escandens*. * *PAG*,0,05; ** *PAG*,0,01;*** *PAG*,0,005; **** *PAG*,0,001.

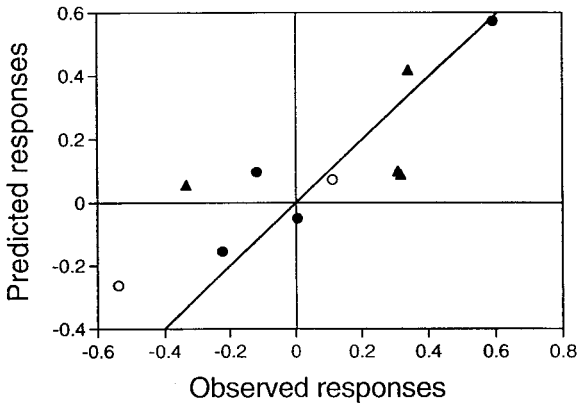

Figura 3. Respuestas evolutivas predichas y observadas a la selección natural sobre el tamaño del pico (F) y forma (MI) en *G. fuerte* y el tamaño del pico en *G. escandens* (Œ). Los valores se expresan en unidades de desviación estándar. La línea se dibuja con una pendiente de 1,0 a través del origen. Las predicciones son los productos de diferenciales de selección estandarizados (Fig. 2, *PAG*,0,01) y heredabilidades (*18*,*27*). Los valores predichos y observados están correlacionados (*a* 5 0,832, *norte* 510, *PAG* 50,0028). Los signos de la variable forma del pico son arbitrarios con respecto al eje del tamaño del pico, pero esto tiene poco efecto en la correlación cuando Los signos con forma de pico están invertidos (*a* 50,781, *norte* 510, *PAG* 50,0077). Datos para *G. escandens* No se han incluido los ejemplares posteriores a 1986 debido a complicaciones derivadas de la hibridación introgresiva (Figs. 4 y 5). No se ha incluido el tamaño corporal porque no es independiente del tamaño del pico (*29*).

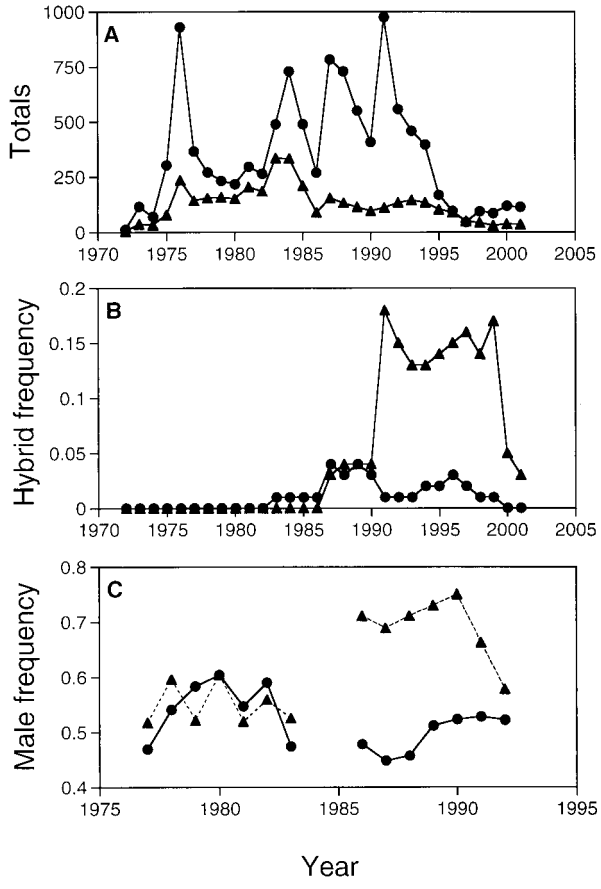

Figura 4. Muestras totales de aves medidas (**A**), contribuciones proporcionales de F_1 Híbridos y retrocruces de primera generación a los totales (**B**), y frecuencias mínimas de machos adultos (**do**) antes y después de que los cambios demográficos y de hábitat fueran causados por el fenómeno de El Niño de 1983; *G. fuerte* (F) y *G. escandens* (Œ). En (B), la disminución de la proporción de híbridos en el *GRAMO. Escandinavos* Las muestras posteriores a 1999 reflejan la incorporación de aves de padres desconocidos. Se han clasificado como *G. escandens*, pero algunos eran probablemente híbridos y retrocruzamientos no identificados. En (C), se han añadido aves de sexo desconocido con plumaje similar al de las hembras (0 a 10%) a las muestras de hembras, y por lo tanto las proporciones de machos son mínimas. Se conocían los sexos de todas las aves en algunos años (por ejemplo, 1989). Los datos de 1984 y 1985 no se muestran debido a la gran proporción de aves de sexo desconocido (0,15%) producidas en 1983 y 1984, que comprenden tanto machos como hembras.

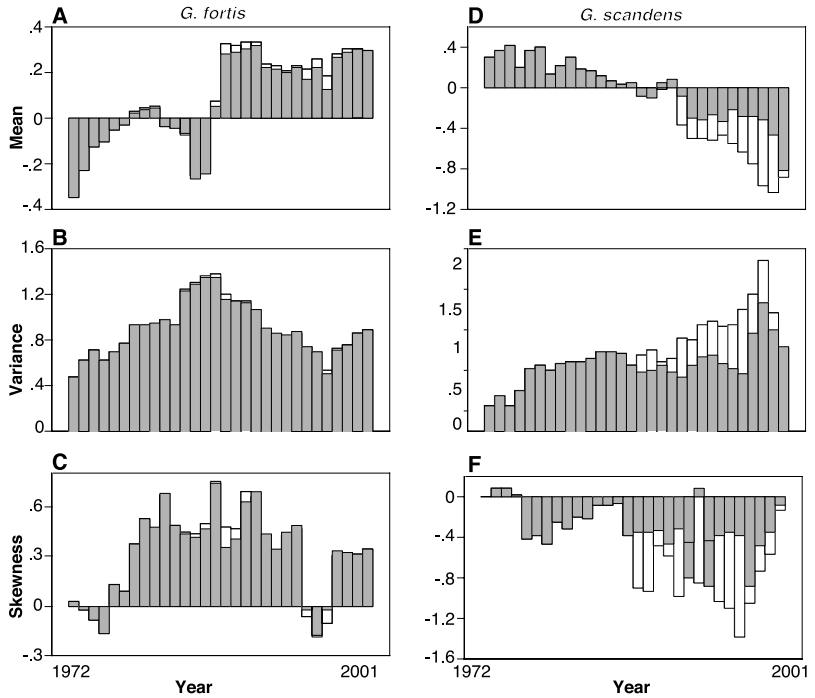

Figura 5. Efectos de los híbridos y retrocruzamientos sobre la media, la varianza y la asimetría de las distribuciones de frecuencia de la forma del pico de *G. fuerte* (**Aa do**) y *G. escandens* (**Da F**). Eliminación de F_1 Los híbridos y retrocruces de primera generación (barras blancas) tienen un fuerte efecto en *G. escandens* pero un efecto menor en *G. fuerte* parámetros (*45*). La proporción de híbridos conocidos disminuyó después de 1991; no todos los híbridos y retrocruces pudieron identificarse con información de pedigrí, porque algunos polluelos no fueron anillados después de 1991 (*16*), y por lo tanto algunos pueden haber sido incluidos como *G. fuerte* y *G. escandens* La asimetría negativa indica una cola prolongada hacia picos menos puntiagudos. Eliminación adicional de *G. fuerte* 3 *G. fuliginosa* F_1 Los híbridos y retrocruces tienen efectos apenas detectables en estos diagramas.

irregular, así como de su demografía y arquitectura genética (*33*,*46*).

El estudio también ilustra cómo el valor de los estudios a largo plazo aumenta con el tiempo. No sólo es deseable un seguimiento regular a intervalos cortos, sino que también se recomienda el muestreo durante muchos años, especialmente en el caso de organismos de larga vida, como vertebrados y plantas perennes. Sin embargo, rara vez se realizan estudios evolutivos en el campo durante un período de más de 10 años (*33*). Si hubiéramos dejado de tomar muestras después de 10 años, nuestras conclusiones habrían sido diferentes porque en ese momento la única diferencia con el punto de partida estaba en el tamaño del pico de *G. fuerte* Al persistir más allá de ese momento, presenciamos un evento de selección natural que afectó la forma del pico en *G. fuerte*, se documentaron el mestizaje y los efectos morfológicos de la introgresión en *G. escandens* y obtuvieron una mejor estimación cuantitativa de la frecuencia de los eventos evolutivos.

A diferencia del estudio de la fritilaria de los pantanos (*4*), no presenciamos una liberación de variación genética después de un colapso poblacional. La dinámica evolutiva fue diferente. La selección natural se produjo con frecuencia en nuestro estudio, a veces con fuerza, de manera unidireccional en una especie y con una dirección oscilante en la otra como resultado de su dependencia de diferentes suministros de alimentos (*16*). La hibridación introgresiva, un fenómeno cuya importancia ha sido relativamente subestimada hasta hace poco, excepto en las plantas (*47*), tuvo efectos diferentes en las dos especies por razones demográficas. La hibridación y la selección a menudo están conectadas a través de la desventaja selectiva que experimentan los híbridos y los retrocruces (*13*,*40* ,*47*,*48*). En el presente estudio parecen haber estado conectados sinérgicamente en el sentido de que el mestizaje puede haber sido facilitado en parte por la selección de especies más puntiagudas. *G. escandens*–como, picos en el *G. fuerte* población a mediados de la década de 1980. La elección de pareja está determinada en parte por la impronta en la morfología del pico de los padres, así como por el canto paterno (*41*). Las principales causas de la selección se han identificado como cambios en el suministro de alimentos (*23*–*26*) mediada en gran parte por sequías. La causa última de la selección natural repetida y la hibridación introgresiva puede haber sido un cambio en el movimiento estacional de las masas de agua en el Pacífico subtropical oriental y tropical (*49*,*50*), lo que desencadena patrones climáticos alterados, incluida la intensificación de los ciclos de El Niño y La Niña.

Independientemente de la cadena precisa de causalidad, estudios de campo como el nuestro, en conjunto con estudios multigeneracionales de microorganismos en el laboratorio (*51*,*52*) y estudios experimentales de selección en el campo (*53*–*55*), proporcionan una base mejorada para extrapolar desde la microevolución a los patrones de macroevolución; en el presente

caso, desde la dinámica evolutiva de las poblaciones en la escala de décadas hasta la especiación y la radiación adaptativa adicional en la escala de cientos de miles de años (*56*). En conclusión, la imprevisibilidad a largo plazo del cambio evolutivo que surge del cambio ecológico impredecible, junto con la necesidad de fortalecer las generalizaciones sobre la frecuencia e importancia de la selección y la hibridación, son razones para alentar estudios adicionales, continuos y a largo plazo de la evolución en la naturaleza.

Referencias y notas

1. G. Likens, Ed., *Estudios a largo plazo en ecología: enfoques y alternativas* (Springer-Verlag, Nueva York, 1989).
2. JH Brown, TG Whitham, CKM Ernest, CA Gehring, *Ciencia* **293**, 643 (2001).
3. P. Kareiva, JG Kingsolver, RB Huey, Eds., *Interacciones bióticas y cambio global* (Sinauer, Sunderland, MA, 1993).
4. Ford HD, Ford EB, *Trans. Sociedad Entomol. Londres* **78**, 345 (1930).
5. Relaciones públicas Ehrlich, LG Mason, *Evolución* **20**, 165 (1965).
6. Fiscal Jones, *Tendencias Ecol. Evol.* **4**, 298 (1989).
7. HL Carson, en *Biología de poblaciones y evolución*, RC Lewontin, Ed. (Syracuse Univ. Press, Syracuse, NY, 1968), págs. 123–137.
8. W. W. Anderson *y otros.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. Estados Unidos* **88**, 10367 (1991).
9. R. H. Cowie, JS Jones, *Biología J. Linn. Soc.*. **65**, 233 (1998).
10. LF Keller, *Evolución* **52**, 240 (1998).
11. HOMBRES Majerus, *Melanismos: evolución en acción.* (Oxford Univ. Press, Oxford, Reino Unido, 1998).
12. ME Visser, AJ van Noordwijk, JM Tinbergen, CM Lessells, *Proc. R. Soc. Londres B* **265**, 1867 (1998).
13. SE Carney, KA Gardner, LH Rieseberg, *Evolución* **54**, 462 (2000).
14. O. Halkka, L. Halkka, K. Roukka, *Biología J. Linn. Soc.* **74**, 571 (2001).
15. LEB Kruuk, J. Merilä, BC Sheldon, *Soy Nat.*. **158**, 557 (2001).
16. Beca PR, Beca BR, en *Estudios a largo plazo de las comunidades de vertebrados*, ML Cody, JA Smallwood, Eds. (Academic Press, San Diego, CA, 1996), págs. 343–390.
17. Para cada especie, se realizaron dos análisis de componentes principales en la matriz de correlación con datos no transformados de todas las aves [machos, hembras y aves de sexo desconocido de ambas especies; ver (*18*)]. En el primer análisis se utilizaron la masa (peso), la longitud del ala y la longitud del tarso, y la longitud, la profundidad y el ancho del pico (*19*) se utilizaron en el segundo análisis. *G. fuerte* (*norte* 53204), PC1 en el análisis 1 se interpreta como un factor de tamaño corporal (varianza explicada del 69,2 %), porque las cargas factoriales fueron altas y del mismo signo: 0,856 (masa), 0,839 (ala) y 0,800 (tarso). PC1 en el análisis 2 se interpreta como un factor de tamaño del pico (varianza explicada del 85,8 %); las cargas factoriales son 0,890 (longitud), 0,951 (profundidad) y 0,937 (ancho). PC2 es un factor de forma del pico (varianza adicional explicada del 10,1 %) con cargas factoriales de diferente signo: 0,455 (longitud), -0,167 (profundidad) y -0,262 (ancho). Las cargas factoriales y su interpretación fueron similares en los análisis de *G. escandens* (*norte* 5 1037). La varianza porcentual fue de 67,5 para PC1 en el primer análisis, de 69,8 para PC1 en el segundo análisis y de 23,2 para PC2 en el segundo análisis. Los análisis separados de hombres y mujeres dieron resultados similares.
18. LF Keller, PR Grant, BR Grant, K. Petren, *Herencia* **87**, 325 (2001).
19. Los seis rasgos medidos (*17*) tienen altas repetibilidades (*20*). Nueve ejemplares de *G. fuerte* En el museo de la Estación Científica Charles Darwin, Galápagos, se midieron mediante PRG en 1975, 1976 y nuevamente en 2001 para verificar posibles cambios en los métodos de medición lineal. No se encontró heterogeneidad entre años para ninguno de los cinco rasgos [análisis de varianza (ANOVAs), todos *PAG*. 0,67], y no se encontraron diferencias entre pares de años en ningún rasgo (pruebas post hoc de diferencia menos significativa protegida de Fisher, todas *PAG* . 0,38).
20. Subvención PR, Subvención BR, *Evolución* **48**, 297 (1994).
21. Las primeras muestras en 1973 (221 *G. fuerte* y 72 *G. escandens*) se compararon mediante ANOVA con las últimas muestras de 2001 (114 *G. fuerte* y 35 *G. escandens*). Los datos se recortaron a 2,5 DE a cada lado de la media eliminando de uno a tres individuos de las muestras de cada especie. Esto corrigió la asimetría y las varianzas desiguales. El sexo se incluyó en los ANOVA de dos factores porque los machos son generalmente más grandes que las hembras. El tamaño corporal medio fue significativamente menor en *G. fuerte* ($F_{1,132}$ 5 7.773, *PAG* 50,0061) y en *G. escandens* ($F_{1,50}$ 5 11.272, *PAG*, 0,0001) en 2001 que en 1973. Hubo un efecto significativo del sexo en cada especie (*PAG*, 0,002) pero no hay interacción según sexo y año (*PAG*. 0,1). El tamaño medio del pico no difirió entre años en ninguno de los dos. *G. fuerte* ($F_{1,166}$ 50,004, *PAG* 50,9480) o *G. escandens* ($F_{1,50}$ 53.108, *PAG* 50,0840); los efectos del sexo fueron significativos en ambas especies (*PAG*, 0,007), pero no hubo interacciones según sexo y año (*PAG*. 0,1). La forma del pico difirió entre años en ambas especies. *G. escandens* Hubo un fuerte efecto de año 5 ($F_{1,72}$ 7.168, *PAG*, 0,0001), un efecto de sexo débil 5 ($F_{1,72}$ 5.943, *PAG* 50,0172) y ninguna interacción. *G. fuerte* Los sexos no difieren en la forma del pico (*PAG* 5 0,9715), por lo que se realizó un ANOVA de un factor con machos adultos, hembras y aves de sexo desconocido. Se demostró una fuerte diferencia entre años ($F_{1,287}$ 530.246, *PAG*, 0,0001).
22. PR Grant, BR Grant, K. Petren, *Genética* **112–113**, 359 (2001).
23. PT Boag, Beca de Relaciones Públicas, *Ciencia* **214**, 82 (1981).
24. TD Price, PR Grant, PT Boag, HL Gibbs, *Naturaleza* **309**, 787 (1984).
25. HL Gibbs, Beca de Relaciones Públicas, *Naturaleza* **327**, 511 (1987).
26. Subvención PR, Subvención BR, *Evolución* **49**, 241 (1995).
27. ———, en *Variación genética adaptativa en la naturaleza*, TA Mousseau, B. Sinervo, JA Endler, Eds. (Oxford Univ. Press, Nueva York, 2000), págs. 3– 40.
28. Los diferenciales de selección direccional se calcularon como la diferencia en las medias de los rasgos antes y después de la selección, luego se estandarizaron en cada caso dividiendo la diferencia por la desviación estándar de la muestra antes de la selección (*32*). Después de comprobar la normalidad, las diferencias entre supervivientes y no supervivientes se probaron mediante un modelo de dos colas. *a* pruebas. Asimetría significativa (*57*) se eliminó eliminando valores atípicos (más de 2,5 DE más allá de la media), con efectos menores en los valores de probabilidad. La igualdad de varianzas se probó con *F* Pruebas. Sólo los rasgos del pico mostraron varianzas desiguales. La corrección de la asimetría redujo el número de desigualdades de varianza significativas de tres a dos en *G. fuerte* y de nueve a cuatro en *G. escandens* Las medias de los seis casos restantes se probaron con una prueba de mediana (*57*); cinco no fueron significativos (*PAG*. 0,1). La selección fue diversificadora en tres de los cinco casos. Los diferenciales de selección miden los efectos directos combinados de la selección sobre un rasgo y los efectos indirectos de la selección sobre rasgos correlacionados. Los efectos directos sobre los rasgos medidos individuales se han evaluado mediante regresión parcial (análisis de gradiente de selección) en algunos casos (*24–26*), lo que produce interpretaciones similares; el tamaño del cuerpo, el tamaño del pico y la forma del pico son rasgos seleccionados independientemente.
29. El tamaño del cuerpo y el tamaño del pico son rasgos fuertemente correlacionados en *G. fuerte* (a_2 50,464 a 0,650; mediana 0,540) y *G. escandens* (a_2 50,393 a 0,694; mediana 0,553) en los 30 años *PAG*, 0,0001. La forma del pico se correlaciona ocasionalmente y débilmente con el tamaño del cuerpo en *G. fuerte* (a_2 5 0,001 a 0,082; mediana 0,015) y *G. escandens* (a_2 5 0,001 a 0,179; mediana 0,026).
30. *G. escandens* El tamaño del cuerpo fue seleccionado en 8 de los 22 años en los que se alcanzó un tamaño mínimo de muestra de 75, y el tamaño del pico fue seleccionado en 7 de esos años. Frecuencia de selección en *G. fuerte* La edad promedio fue de 8 de 25 años para el tamaño del cuerpo, de 5 de 26 años para el tamaño del pico y de 2 de 26 años para la forma del pico. Estas son frecuencias mínimas; la selección por debajo del nivel de detectabilidad estadística puede haber ocurrido en otros años.
31. Subvención PR, Subvención BR, *Ecología* **73**, 766 (1992).
32. J. A. Endler, *Selección natural en la naturaleza* ((Prensa de la Universidad de Princeton, Princeton, Nueva Jersey, 1986).
33. J. G. Kingsolver *y otros.*, *Soy Nat.*. **157**, 245 (2001).
34. Su Excelencia Hoekstra *y otros.*, *Proc. Natl. Acad. Sci. Estados Unidos* **98**, 9157 (2001).
35. Beca BR, Beca PR, *Dinámica evolutiva de una población natural. El pinzón de cactus de las Galápagos* (Universidad de Chicago Press, Chicago, IL, 1989).
36. C. Barbraud, *J. Evol. Biología*. **13**, 81 (2000).
37. J. Merilä, LEB Kruuk, BC Sheldon, *Naturaleza* **412**, 76 (2001).
38. T. Precio, *Evolución* **38**, 327 (1984).
39. Subvención PR, Subvención BR, *Proc. R. Soc. Londres B* **267**, 131 (2000).
40. ———, *Filósofo, traductor, sociedad, Londres B* **340**, 127 (1993).
41. ———, *Ciencia* **256**, 193 (1992).
42. ———, en *Formas infinitas: especies y especiación*, DJ Howard, SH Berlocher, Eds. (Oxford Univ. Press, Nueva York, 1998), págs. 404 – 422.
43. Ocho F_1 híbridos (ambos sexos), todos de familias con una *G. escandens* padre que cantó una *G. escandens* canción, retrocruzada a *G. escandens* y produjo 16 crías medidas. Seis F_1 híbridos (ambos sexos), todos de familias con una *G. escandens* padre que cantó una *G. fuerte* canción, retrocruzada a *G. fuerte* y produjo 26 crías medidas. Otros F_1 Se produjeron híbridos y retrocruces, pero no se capturaron ni midieron.
44. La muestra de 1991 de *G. escandens* (*norte* 5112), el último con información completa del pedigrí, incluía 20 híbridos (siete F_1 híbridos y 13 retrocruces de primera generación). Los híbridos tenían un tamaño corporal más pequeño (ANOVA, $F_{1,109}$ 538.522, *PAG*, 0,0001) y el tamaño del pico ($F_{1,109}$ 534.583, *PAG*, 0,0001) y tenían picos menos puntiagudos ($F_{1,109}$ 555.116, *PAG*, 0,0001) que el resto. En el mismo año, un F_1 híbrido y nueve retrocruces de primera generación en la muestra de 510 *G. fuerte* Eran de mayor tamaño corporal que el resto ($F_{1,507}$ 521.817, *PAG*, 0,0001) y tenían picos más puntiagudos ($F_{1,507}$ 58.323, *PAG* 50,0041) pero no difirieron en el tamaño del pico ($F_{1,507}$ 5 1.098, *PAG* 50,2953).
45. La contribución fraccionaria a la variación de la forma del pico realizada por los híbridos fue en promedio de 0,2656 0,140 DE para *G. escandens* (máximo 0,528; *norte* 515 años) y 0,02460,018 para *G. fuerte* (máximo 0,064; *norte* 517 años).
46. H. Teotónio, MR Rosa, *Evolución* **55**, 653 (2001).
47. M. L. Arnold, *Hibridación natural y evolución* (Oxford Univ. Press, Nueva York, 1997).
48. T. Veen *y otros.*, *Naturaleza* **411**, 45 (2001).
49. TP Guilderson, DP Schrag, *Ciencia* **281**, 240 (1998).
50. RH Zhang, LM Rothstein, AJ Busalacchi, *Naturaleza* **391**, 879 (1998).
51. RE Lenski, M. Travisiano, *Proc. Ciencias Académicas Nacionales EE.UU* **91**, 6608 (1994).
52. PB Rainey, M. Travisiano, *Naturaleza* **394**, 69 (1998).
53. DN Reznick, FH Shaw, FH Rodd, RG Shaw, *Ciencia* **275**, 1934 (1997).
54. B. Sinervo, E. Svensson, T. Comendant, *Naturaleza* **406**, 985 (2000).
55. JR Etterson, RG Shaw, *Ciencia* **294**, 151 (2001).
56. Subvención de relaciones públicas, *Ecología y evolución de los pinzones de Darwin* (Princeton Univ. Press, Princeton, Nueva Jersey, 1999).
57. RR Sokal, FJ Rohlf, *Biometría: Principios y práctica de la estadística en la investigación biológica* (Freeman, Nueva York, ed. 3, 1996).

58. Agradecemos a I. Abbott, L. Abbott, PT Boag, HL Gibbs, LF Keller, K. Petren, TD Price, JNM Smith y muchos asistentes de campo reconocidos anteriormente (*31*); al Servicio de Parques Nacionales Galápagos y a la Estación Científica Charles Darwin por los permisos y el apoyo logístico; a M. Hau, K. Petren, DL Stern y M. Wikelski por sus comentarios sobre el manuscrito; y a la Universidad McGill, al Consejo de Investigación en Ciencias Naturales e Ingeniería (Canadá, 1973 a 1978) y a la NSF (1978 a 2002) por el apoyo financiero a largo plazo que ha hecho posible este estudio.

28 de enero de 2002; aceptado el 20 de marzo de 2002